

殷墟青铜时代人群颅骨表型的数量遗传学分析

贺乐天^{1,2*}, 刘武¹

1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室, 北京 100044;

2. 中国科学院大学地球科学学院, 北京 100049

* 联系人, E-mail: heletian@ivpp.ac.cn

2017-08-17 收稿, 2017-09-21 修回, 2017-09-22 接受, 2017-12-29 网络版发表

中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDPB05)、国家自然科学基金(41630102, 41672020)和中国科学院国际合作局对外合作重点项目(132311KYSB20160004)资助

摘要 安阳殷墟是商朝晚期的都城所在地, 该遗址出土的大量人骨标本对于研究晚商时期的殷都乃至整个中国北方地区的人群结构及人群历史都具有重要的价值。以往研究多从人种的角度探讨殷墟遗址的人群结构, 并提出在中小墓和祭祀坑标本组中都混有与本地人群颅面部形态差异明显的个体。但这些研究较少关注标本组颅面部测量性状的内部变异以及基因交流对人群结构的影响。本文采用数量遗传分析方法对殷墟遗址出土的212例颅骨, 以及与其时代相近(或稍早)的9处遗址出土的411例颅骨标本的部分测量表型进行了分析。结果显示: (1) 大多数殷墟中小墓出土的标本与本地区新石器时代晚期人群具有更近的遗传关系, 且该人群与商文化控制区域内的人群间存在非常频繁的基因交流; (2) 西北岗祭祀坑组标本的颅面部形态变异程度较高, 大多数祭祀坑组个体与夏商时期黄河中下游地区居民具有较近的遗传关系, 其中也包含了一批来自内蒙古长城地带、甘青地区以及中国北方区域以外的个体, 但并未显示出受到大量欧洲及大洋洲人群影响的情况; (3) 在夏商之际的中国北方地区, 人群间的基因交流很可能受到了地理因素的限制, 不同地理单元内的人群间基因交流水平也存在一定的差别。基于这些发现, 作者认为由于人群内部的表型变异非常大, 以往研究提出的“运用种系分组来探寻人群外来基因影响程度”的可靠性需要进一步证实。

关键词 殷墟, 青铜时代, 颅骨测量表型, 数量遗传分析, 基因流

人类颅骨的大小、形状、内部结构等特征具有明显的演化变化和人群间差异, 利用人类颅骨的测量及观察性状来进行人类起源与演化及人群亲缘关系研究一直是体质人类学研究的重要内容^[1,2]。随着一系列对全球范围人群颅骨形状变异研究的涌现和分子遗传标记在群体遗传学中的广泛应用, 越来越多的证据显示: 尽管气候适应和表型可塑性会对颅面部某些表型变异造成影响, 但这些因素并不会抹去其蕴含的人群历史及人群结构信息^[3~5]。实际上, 大多数现代人颅骨的形状变异(cranial shape variation)

仍是由中性微观演化因素造成的, 即人群内部及人群之间颅骨形状的变异多数应归于基因突变(mutation)、基因流(gene flow)及遗传漂变(genetic drift)^[6~9]。遗传变异和表型变异均被广泛地应用于研究现代人的起源和扩散, 而对遗传距离矩阵和颅骨表型距离矩阵的比较研究发现二者具有明显的一致性, 这就为使用颅骨测量学数据作为基因数据的替代品, 来重构人群结构及人群历史提供了理论基础。

20世纪80年代以来, 一些学者应用群体遗传学和数量遗传学的理论和方法, 在精确的数量遗传框架

引用格式: 贺乐天, 刘武. 殷墟青铜时代人群颅骨表型的数量遗传学分析. 科学通报, 2018, 63: 78-88

He L T, Liu W. The quantitative genetic analysis of craniometric phenotype of YinXu population, Anyang (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 78-88, doi: 10.1360/N972017-00742

下进行人类学数据的分析^[10~12]。其中,受Harpending和Ward^[13]对等位基因频率数据研究的启发,Relethford和Blangero^[14]开发了亲缘关系矩阵模型(R matrix model),主要用于探索人群受到外源基因影响的程度。该模型认为:当一个区域内的人群接受外来基因流影响时,若基因流为区域内的平均水平,则该人群内部变异和该人群至区域质心(regional centroid)的遗传距离会存在一个线性关系;当这一人群接受了相对区域内其他人群而言更强或更弱水平的基因流时,便会偏离这一线性模型。

根据亲缘关系矩阵模型,可以在假设的遗传率(heritability)下使用连续数量性状(如颅骨测量学数据)来衡量人群的亲缘关系和距离^[14]。在该方法中,群体*i*和群体*j*亲缘关系矩阵中(*r*)的计算过程如下:

$$r_{ij} = \frac{c_{ij} \left(1 - \sum_{i=1}^g w_i r_{ii}\right)}{h^2 v_p^2}, \quad (1)$$

其中,*g*为群体的总数,*c_{ij}*是每个人群的平均值减去总平均值的产物 $\left[\left(\bar{x}_i - \bar{x}_t\right)\left(\bar{x}_j - \bar{x}_t\right)\right]$,*w_i*是*i*人群的相对人口大小,*r_{ii}*为*i*人群和区域质心间的距离,*h²*是对表型特征遗传率的估计,*v_p²*为表型特征的方差。每一个亲缘关系矩阵中的*r_{ii}*都通过减去1/(2*n_i*)来进行偏差校正,*n*为*i*人群的样本量。

作为Relethford-Blangero分析的一部分, $\sum_{i=1}^g w_i r_{ii}$ 与Wrights *F_{ST}*等价。*F_{ST}*又被称为遗传分化指数,可用于衡量人群之间的变异水平。一般来说*F_{ST}*的取值在0~1之间,*F_{ST}*低值,代表不同人群间的变异水平低,人群间基因交流较频繁;*F_{ST}*高值则代表人群间变异水平高,人群间基因交流较少或群体存在不同的选择因素(natural selection)^[14]。

为了评估区域外基因流对人群的影响,还需计算人群内部预期的变异水平(expected within-group heterogeneity),其公式如下:

$$E(v_i) = \frac{\bar{v}_w(1 - r_{ii})}{1 - F_{ST}}, \quad (2)$$

其中, \bar{v}_w 为所有人群组内平均方差的集合。人群内部预期变异和所观察到的变异之间的差异为 $[v_i - E(v_i)]$ 。在Relethford-Blangero模型中,这一残差值被用于评估外来基因流的程度。残差为负值代表低于区域内平均水平的外来基因流入,正值则代表高于平均水平的外来基因流入^[14]。

基于遗传关系矩阵,可通过以下公式,即 $d_{ij}^2 = r_{ii} + r_{jj} - 2r_{ij}$,来计算人群间的遗传距离^[15]。尽管表型变异通常都要大于与之相应的遗传变异,但上述计算是在完全遗传率(*h²*=1)的假设下获得的,因此该距离为人群间的最小遗传距离,即使在不知道确切遗传性的情况下,也可将其用作不同人群间遗传距离的比较分析^[16,17]。

遗传关系矩阵模型及其衍生方法的应用非常广泛,不仅可以用于研究现生人群^[11,12],考古遗址出土古代居民遗骸^[18,19],古人类化石^[20],还常被用于研究现代人的起源^[21,22]。例如Relethford和Blangero^[14]对爱尔兰西部7个人群的10项人类学测量数据进行了Relethford-Blangero分析,结果显示出这7个人群受英国人基因流的影响程度各不相同,其中位于爱尔兰西海岸的阿伦群岛和伊尼什博芬岛人群所受影响最为明显,而该结果与历史文献的记载一致。另外,Relethford和Harpending^[23]还利用该方法计算了欧洲、撒哈拉以南的非洲、大洋洲及远东等旧大陆人群的群体内部表型变异水平,与对基因数据的分析结果一致,即非洲人群具有非常高的内部变异,且据颅骨表型特征所计算出的人群分化指数与利用基因数据所计算出的人群分化指数亦非常接近。

在数量遗传框架下进行人类学数据分析的方法(model-bound)在国际上已经得到了较为广泛的应用,但国内学界仍习惯使用非模型(model-free)方法进行人群结构及亲缘关系研究。如依据研究者的主观印象或半定量的方法在一批标本内部进行种系分组并以此来判断人群受到外源基因影响的可能;在探讨人群间亲缘关系时,则多直接使用原始测量数据进行欧氏距离的计算,这一方面没有对原始数据进行标准化,另一方面也不能消除颅骨测量项目之间的相互关系^[24]。

安阳殷墟位于河南省北部,是商晚期的都城所在地,其发掘始于1928年^[25]。在众多出土文物中,包括了大量的人骨。这些标本依埋葬性质不同被分为两部分:(1)第一部分出土自殷王陵附近的西北岗祭祀坑^[26];(2)第二部分出土自距王陵区较远的多个氏族墓地的中小型墓葬^[27,28]。

以往研究提出西北岗祭祀坑人骨是商人同四邻方国交战时抓获的不同部族战俘^[29],但对其人群属性则历来存在争议,即“异种系说”和“同种系说”。李济根据对祭祀坑出土161例颅骨测量数据的分析指

出: 这批颅骨的颅高值较高, 与我国甘肃、河南史前人种和现代华北人的同类特征相似而具有“东方人”的性质; 另外, 他还认为这批头骨某些测量值的变异幅度超过了同种系的变异, 因此推测其中包含有异种系的成分^[30]. 20世纪60年代, 杨希枚^[26]对近400具祭祀坑颅骨进行了重新整理, 将这些颅骨分为5组, 分别包括古典蒙古人种类型、海洋类黑人种类型、类高加索种类型、类爱斯基摩(因纽特)人种类型以及所谓的“小头小脸类型”. 持同种系说学者主要包括 Turner^[31], Howells^[32] 以及韩康信和潘其风^[27]. Turner^[31]从齿学人类学的角度认为殷墟祭祀坑人骨的牙齿系统属于(分布于亚洲北方或东北亚区的)中国齿系型, 与欧洲、非洲、中亚、海洋尼格罗人种均无亲缘关系. 韩康信和郑晓瑛^[33]则对祭祀坑颅骨进行了种系分类及多变量分析, 认为祭祀坑组颅骨并非由三个或两个大人种成分组成, 实际上更可能是由蒙古人种主干下的类似现代东亚、北亚和南亚种系组成的一大组头骨, 而其中仍以接近东亚类型的占多数.

殷墟中小墓出土的人骨被认为是商人中的平民^[30]. 前人研究显示这批标本包含了两种不同体质类型的人群. 其中, 绝大多数颅骨的种系特征与现代亚洲蒙古人种的东亚类型最相近, 亦与中原地区早

期土著居民没有太大的区别, 可归属于“古中原类型”范畴; 而另有8例颅骨呈现出具有类似现代北亚人种和东亚人种相混合的性状, 与先秦时期广泛分布于我国东北地区和华北北部的“古东北类型”居民颇为相似^[28,34].

这些研究对晚商时期殷都的人群结构作了一些探索, 但亦存在诸多争议. 因此, 本文一方面将使用定量的方法来核验前人对殷墟出土人骨的种系分组. 另一方面, 也将尝试使用数量遗传分析来对殷墟中小墓及西北岗祭祀坑出土的颅骨标本进行再研究, 重新梳理殷墟中小墓及西北岗祭祀坑人群的人群结构和人群历史, 并对中国北方地区夏商时期居民的人群结构进行一些初步探索.

1 研究结果

1.1 对殷墟出土人骨种系分组的核验

() 中小墓组. 主成分PC1和PC2分别解释了所有样本颅面部形状变异的34.52%和20.25%. 第一主成分主要解释了颅高、颅长(负相关), 第二主成分主要解释了颅宽、颧宽(负相关)和面高(正相关). 由图1可知, 大多数殷墟中小墓A组(除B组外殷墟中小

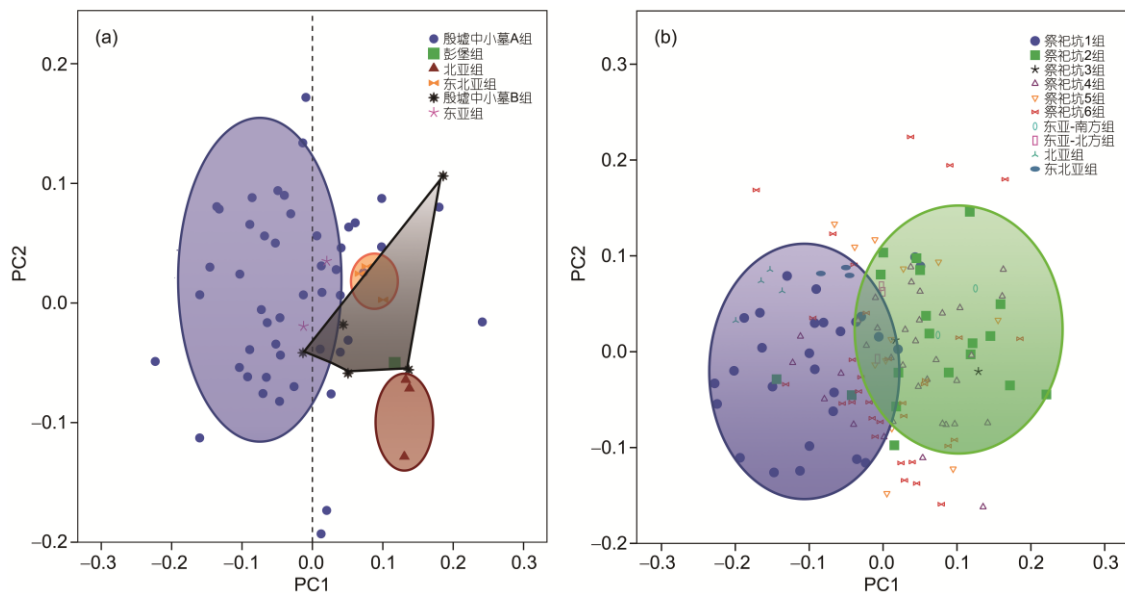


图1 殷墟中小墓组及西北岗祭祀坑组的主成分分析图. (a) 殷墟中小墓B组的5例个体(原本为8例, 因其中3例未保留有全部测量项目70%而被删除)被认为具有明显的北亚人种特征, 在以往的研究中都被单独分为一组; (b) 祭祀坑6组为西北岗祭祀坑出土的未予种系分类的颅骨组
Figure 1 The PCA of skull of medium and small tombs and Xibeigang Jisikeng from Yinxu site. (a) Five specimens of group B of the medium and small tombs are considered to have the characteristics of typical North Asia population; (b) the sixth group of sacrifice pits was a group which was not racial classified

墓出土的所有男性标本)的个体都比较接近PC1方向上的负值端,显示出较北亚和东北亚人群更大的颅高和颅长。而殷墟中小墓B组的个体较接近PC1的正值端,与北亚组和东北亚组接近,显示出较低的颅高和较小的颅长。但在第一、第二主成分二维图中,这5例个体并未单独聚在一起,也未与殷墟中小墓A组的个体明显分开。另外,部分A组个体的颅面部形态也与北方的两组人群非常接近。

() 祭祀坑组。主成分PC1和PC2分别解释所有样本颅面部形状变异的29%和18.91%。第一主成分主要解释了颅高、颅长(正相关)、颅宽及颧宽(负相关),第二主成分同样主要解释了颅高、颧宽、颅宽及颅长(均为负相关)。由图可知,仅有祭祀坑1组和祭祀坑2组的大部分个体可以比较明显的分开,但也存在一些例外。而祭祀坑3~5组——即所谓类高加索类型、类爱斯基摩类型和“小头小脸类型”——的大部分个体均与祭祀坑2组存在较大范围的重叠。在第一主成分上,祭祀坑1组与北亚及东北亚人群比较接近,表现为颅长和颅高较小,颅宽和颧宽较大;而原本被划分在祭祀坑2组、3组、4组内的大部分个体则与东亚地区各人群更为接近而具有相对较大的颅高和颅长、较小的颅宽和颧宽。祭祀坑6组的个体在以往的研究中因表现出的种系特征不明显而未被分类,由图1来看,该组在PC2方向上的变异范围较大,在PC1方向上则大多数分布于祭祀坑1组和2组之间。

1.2 数量遗传分析

在数量遗传分析中,本文选取了绝对年代较接近的8个青铜时期样本组(附录1)。若将这8个组各自作为独立的人群来进行计算,则 $F_{ST}=0.049$,而将8个

组依据地理位置进行合并后,所有区域的 F_{ST} 值都有显著下降。以黄河中下游地区($F_{ST}=0.018$)及内蒙古长城地带($F_{ST}=0.015$)最为明显,而甘青地区的 F_{ST} 值(0.025)相对略高。在删去西北岗祭祀坑组后,青铜时代样本组的 F_{ST} 值都有所升高,而在黄河中下游地区, F_{ST} 值则略有下降(表S1)。

表1展示了对所有8个样本组进行Relethford-Blangero分析的结果。朱开沟组、先周组、上孙家寨卡约组和西北岗祭祀坑组的残差均为正,表明这4组人群受到的来自区域之外或区域之内其他人群(不在本文所选样本中)基因流影响的程度较高。另外,朱开沟及西北岗祭祀坑组的残差值明显较高,即二者所受之影响较为显著。考虑到祭祀坑组并不能代表一个“人群”,在删去该组后重复了上述计算,结果显示所有样本组的残差值都有增加(表2)。

我们在小地理单元内再次进行了Relethford-Blangero分析(表S2)。结果显示:在黄河中下游地区,若将祭祀坑组视为本地人群,则先周组和殷墟中小墓组的残差值均为负;若删去祭祀坑组,则先周组人群区域外基因流入的程度明显增加。而在内蒙古长城地带和甘青地区,仅火烧沟组的残差值有了明显的升高。

1.3 遗传距离分析

在计算遗传距离矩阵时,本文增加了在年代上略早于殷墟遗址的游邀组、寨峁组及马家窑组。为了获得更直观的结果,分别对所得遗传距离矩阵(表S3)进行了主坐标分析和分层聚类分析。

在主坐标分析中,第一主坐标和第二主坐标分别解释了所有变异的37.69%及16.41%,由图2可知,

表1 青铜时期标本组的Relethford-Blangero分析结果

Table 1 Results of the Relethford-Blangero analysis for the Bronze Age population

分组	r_{ii}	观察到的变异	期望的变异	残差
殷墟中小墓组	0.01404	0.924	0.992	-0.068
大甸子组	0.059163	0.927	0.947	-0.019
朱开沟组	0.095613	0.987	0.91	0.077
磨沟齐家组	0.029513	0.869	0.976	-0.107
先周组	0.031982	0.984	0.974	0.010
上孙家寨卡约组	0.097126	0.93	0.908	0.022
火烧沟组	0.019807	0.975	0.986	-0.011
西北岗祭祀坑组	0.044786	1.058	0.961	0.097

表2 删除祭祀坑组的青铜时期标本组Relethford-Blangero分析结果

Table 2 Results of the Relethford-Blangero analysis for the Bronze Age population without Jisikeng group

分组	r_{ii}	观察到的变异	期望的变异	残差
殷墟中小墓组	0.01658	0.95	1.002	-0.051
大甸子组	0.061712	0.952	0.956	-0.003
朱开沟组	0.086351	1.02	0.931	0.089
磨沟齐家组	0.023842	0.891	0.994	-0.104
先周组	0.036709	1.006	0.981	0.025
上孙家寨卡约组	0.096268	0.956	0.921	0.035
火烧沟组	0.024656	1.003	0.994	0.009

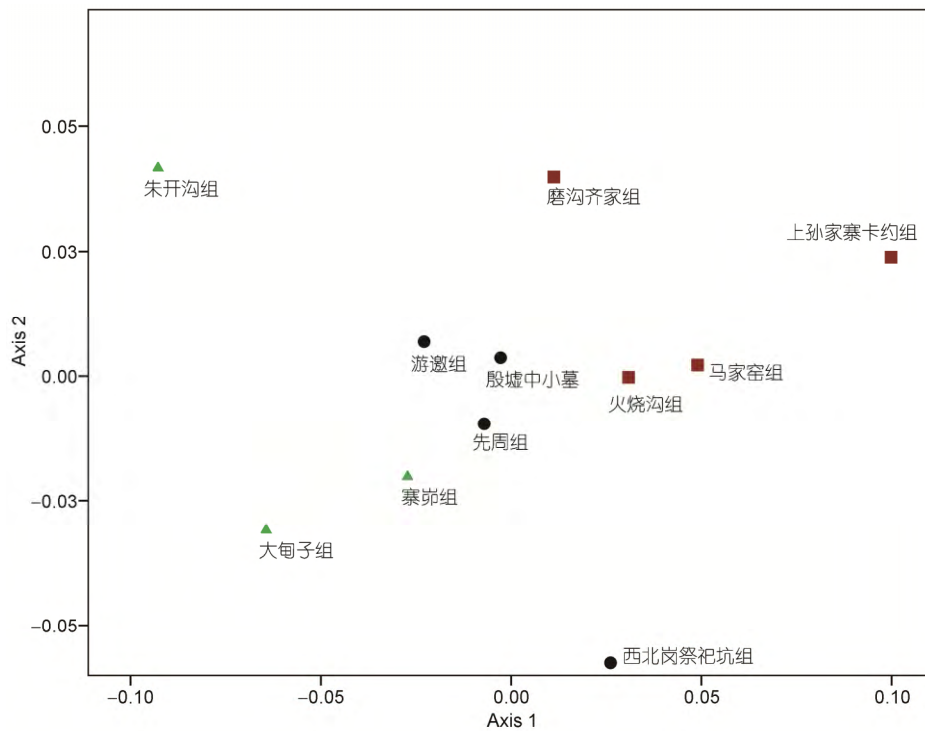


图2 遗传距离的第一、第二主坐标图

Figure 2 Plot of the first two principal coordinates of genetic distance among 11 groups

与殷墟中小墓组最为接近的有游邀组和先周组。而在第一主坐标上，上孙家寨组和朱开沟组与其他样本组有所偏离；在第二主坐标上则还有西北岗祭祀坑组略微偏离了其他样本组的分布范围。结合前文Relethford-Blangero的分析结果，这3组人群都是接受外来基因影响较为明显的。

图3展示的是使用离差平方和方法(Ward linkage)对所有标本组的遗传距离(D^2)进行分层聚类后的结果。由该聚类图可得出以下认识：(1) 殷墟中小墓组首先与游邀组聚合在一起，再与磨沟组和先周组聚

成的小类相聚；(2) 西北岗祭祀坑组则首先与位于陕北地区的寨峁组聚合，然后再与殷墟等组聚为一大类；(3) 除磨沟组外，甘青地区其他的样本组均聚合为一类，其与殷墟中小墓及祭祀坑的遗传距离要大于由大甸子组和朱开沟组所聚合成的类群(内蒙古-长城地带)。但仔细分析距离矩阵可知，殷墟中小墓组和祭祀坑组与甘青地区火烧沟组的遗传距离非常近，而这种现象学者们已有所注意，并指出火烧沟男性颅骨与殷代中小墓男性之间很高的同质性甚至超过了火烧沟组与甘青地区其他人骨材料之间的接近

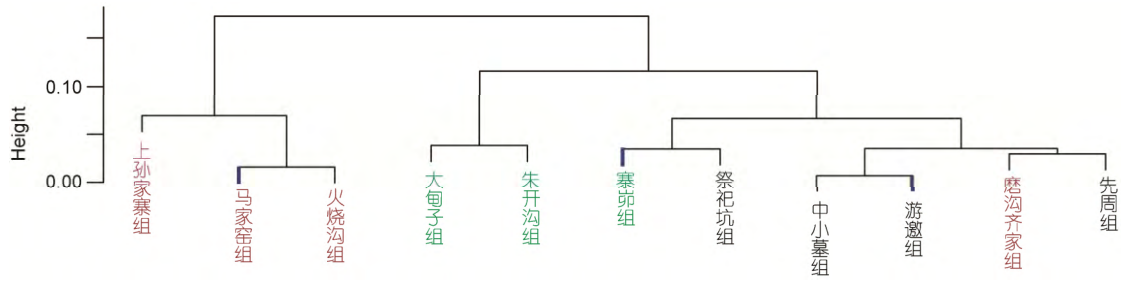


图3 遗传距离的聚类分析图
Figure 3 Dendrogram from ward's linkage cluster analysis

程度^[35].

2 讨论与结论

2.1 殷墟出土颅骨的形状变异

殷墟出土的人骨通常被分为两类：(1) 中小墓出土的商代平民；(2) 出土自祭祀坑的人牲(也称“人祭”，是用活人做牺牲，杀之以祭神灵或祖先)。前人对这些人骨进行了一系列研究，将大多数中小墓出土颅骨的形态特征概括为：偏长的中颅型、高颅型、狭颅型、偏狭的额型、中上面型、中眶型和阔鼻型。另外，还在该组中辨识出约8例形态特征不同的颅骨，这些颅骨与前者主要的区别在于面宽很大而颅高偏低^[27,28]。本文从个体层面对殷墟中小墓出土的标本进行了主成分分析，发现殷墟中小墓人群中的确有部分标本的颅面部形态与北亚和东北亚人群接近，但从定量分析的角度看，殷墟中小墓B组的5例个体并非均具有明显的北方因素，而具有明显北方因素的个体也不仅限于该组之中。

对于祭祀坑组的标本，最具争议之处在于其是否包含不同的大人种成分。而无论是持异种系还是同种系观点的学者，在研究殷墟西北岗祭祀坑标本或使用这批标本作为对比数据时都会依照杨希枚的分组进行分析^[36,37]。但本文发现：并无足够的证据将西北岗祭祀坑出土的颅骨分为5个种系类型不同的小组。即便是具有较明显差异的祭祀坑1组和祭祀坑2组中的某些标本也并非和其他组内标本具有同样的体质特征，更不用说重叠程度很高的其他小组了。

单纯依靠研究者的经验在一批成分较为复杂的人骨材料内划分种系亚组非常困难，其准确性也常存疑。若使用这种方法来分析一批标本，则需要将定性和定量分析方法结合起来。划分种系亚组的目的

在于寻找某一人群接受基因流入的证据，但在“人种”内部，基因和表型的变异都非常大，若一组标本内个体间的颅面部形态的差异较大，则很可能使研究者误会其中包含若干不同的种系成分。因此，使用人群颅面部测量表型的变异水平(而非划分种系)来研究是否存在外来基因的影响可能是更为合适的方法。

2.2 殷墟遗址古代居民的人群结构及人群历史

() 殷墟中小墓。在Relethford-Blangero分析中，中小墓人群观察到的变异水平和预期的变异水平之差为负，这一般代表着该人群具有低于地区内平均水平的外来基因流入。但区域内高水平的基因交流会掩盖外来基因的影响^[18,19]。从考古文化看，殷墟中存在明显的北方(河北北部及长城以北地区、山西及相邻的陕北地区)文化因素，包括铜器、玉石器、金器、骨器等多个器类^[38]，与山东中东部、安徽两淮地区、江苏北部、陕西关中、汉中及相邻地区、河南淮水以南以及长江中下游地区也都有明显的器物交流的痕迹^[29]。文化的交流并不一定伴随着人群和基因的交流，但黄河中下游地区的低 F_{ST} 值亦显示出该地区内各人群之间的变异水平低，群体间基因交流颇为频繁。另外，对殷墟2004年大司空遗址出土6例人骨进行的古DNA(mtDNA)研究发现：由这些样本的mtDNA高可变区所确定的单倍型类群多样性较高，这也表明了殷墟中小墓人群基因来源的复杂多元(2004年殷墟大司空遗址出土人骨mtDNA研究报告)。

在所有标本中，游邀组与中小墓组遗传距离最接近，该组标本出土自山西忻州游邀遗址，时代大约在龙山晚期-夏代。在搜集原始数据时，未搜集到河南省及其周边地区年代稍早于晚商的其他人群的个体数据，因此以下分析还有待材料丰富后做进一步检验。目前来看，殷墟中小墓人群与新石器时代晚期

以来本地及临近地区的古代人群具有较多基因上的联系, 人群的主体成分应是从新石器时代晚期以来一脉相承的。在青铜时代的标本中, 与中小墓人群遗传距离最为接近的是位于河西走廊的火烧沟组, 但二者地理距离较远, 考古学文化上也没有明显器物交流的证据, 造成这种现象的原因还需后续对火烧沟人群进行深入研究。此外, 中小墓组与先周及磨沟组的遗传距离也较为接近, 反映出该人群与陕西及甘南区域的人群存在较频繁的基因交流。

主成分分析显示殷墟中小墓标本中部分个体的颅面部形态与北亚及东北亚人群非常接近, 而在各标本组遗传距离的主坐标分析和聚类分析中, 中小墓组与来自内蒙古-长城地带的朱开沟组和大甸子组并没有显示出十分密切的联系, 这一方面是因为形态与北亚及东北亚人群接近的个体数量不多, 没有对遗传距离的计算造成太大的影响; 另一方面则是商文化控制区域内频繁的基因流动已使外来基因汇入当地人群的基因库之中。

() 西北岗祭祀坑。若将西北岗祭祀坑出土的人骨当作一个“人群”来进行Relethford-Blangero分析, 则所有青铜时代的样本组中以祭祀坑组的残差值最高, 显示出该人群具有较高水平的杂合性; 而删去祭祀坑组后再对其余标本组进行同样分析时, 无论是在大的地区还是小的地理单元, 所有样本组的残差值都有增加, 这似乎反映出祭祀坑组人群增加了区域内外来基因流入的平均水平。

同时, 在主坐标分析中, 西北岗祭祀坑组也表现出受到外来基因影响的可能。从遗传距离矩阵来看(表S3), 祭祀坑人群和黄河中下游地区人群, 包括中小墓人群在遗传上存在一些差距, 但并不显著。而聚类分析中祭祀坑组虽未直接与中小墓组相聚合, 但也仍与黄河中下游及其周边的人群聚为大类。这反映出西北岗祭祀坑组人群的主体与中小墓人群相似, 应仍是黄河中下游地区的居民。同时, 该标本组还受本文所涉遗址分布区之外其他人群的影响, 但由于数量不大, 而未对人群间遗传距离的计算造成太大影响。

此外, 在遗传分化指数上, 所有样本组在删去西北岗祭祀坑组后, F_{ST} 值略有上升, 即各人群之间的差异变大; 而在黄河中下游地区的样本在删去祭祀坑组后, F_{ST} 值却略有下降, 即各人群间的差异变小, 但二者的幅度均不明显。这一方面表明有小部分祭祀坑组的个体并非来自黄河中下游地区, 而可能与

内蒙古长城地带和(或)甘青地区的人群有一些形态上的相似性; 另一方面也表明大部分祭祀坑组个体的颅面部形态与文中所涉及的中国北方各组标本差距不大, 而没有显示出受到大量“高加索人种”及“海洋尼格罗人种”影响的情况。

综合上文对殷墟遗址出土人骨的分析 and 讨论, 对其人群历史和人群结构可以得到一些初步认识: (1) 大多数殷都平民与该地区新石器时代晚期人群具有更近的亲缘关系。(2) 殷墟中小墓人群中一些个体的颅面部表型与北方人群较为接近。同时, 在距今3000年前后, 该人群与其他黄河中下游地区的人群间存在非常频繁的基因交流。(3) 个体主成分分析的结果表明, 西北岗祭祀坑组标本并不能被分为5个种系不同的亚组, 除祭祀坑1组与北亚及东北亚人群在颅面部形态上较为相似外, 该批标本大多数个体的颅面部形态与东亚人群接近。(4) 祭祀坑组颅骨的内部变异水平较高, 人群的杂合性较强。其主体人群与夏商时期黄河中下游地区的居民具有较近的遗传关系, 也包含了部分来自中国北方其他区域——内蒙古长城地带及甘青地区——以及北方区域以外的个体, 但并未显示出受到大量欧洲及大洋洲(土著)人群影响的情况。

2.3 对夏商时期中国北方地区人群结构及人群历史的初探

中国北方地区人群(文中所有青铜时代标本)的 F_{ST} 值较大, 但是由于缺乏对更早(新石器时代)或更晚(铁器时代)时代人群的分析, 我们很难定性地描述这一地区青铜时代的人群间基因交流的程度。依据地理位置进行区分后, 黄河中下游地区、甘青地区和内蒙古长城地带的 F_{ST} 值都下降明显, 表明整个北方地区人群间的基因交流很可能受到了地理因素的限制, 三个地理单元内部的群体间基因交流要明显高于整个北方地区人群间的基因交流(或者不同地理区域的自然选择因素, 如环境、生存策略等, 对颅面部表型造成的影响存在差异)。

此外, 不同地理单元内群体间的变异水平也存在一些差别。黄河中下游地区人群间的变异和内蒙古长城地区人群间的变异要小于甘青地区。这代表着在黄河中下游和内蒙古长城地带这两个区域内, 人群之间的基因交流较为频繁, 而甘青地区则略逊色。黄河中下游地区在夏商之际是中华文明的核心

地带,殷墟遗址更是商代后期的都城所在,是当时政治、经济和文化的中心^[29],该区域一方面长期维持着较高水平的人口数量(缺乏基因漂变),另一方面也存在较为频繁的人群流动;内蒙古长城地带的朱开沟和大甸子遗址虽然在直线距离上相距较远,但从朱开沟遗址所在的鄂尔多斯,经呼和浩特、张家口,沿桑干河和老哈河流域直至大甸子墓地所在的辽西地区是一条天然的具有相近地理条件的通道,且这些地区具有相似的生态环境,分布在这一带的人群也具有相似的生业方式(半农半牧)^[39],这就使得直接或间接式的基因交流得以顺利进行。而在甘青地区,其青铜-早期铁器时代考古学文化的面貌呈现出多元化

发展趋势^[40,41];人种学研究显示该区青铜-早期铁器时代人群由新石器时代比较统一的“古西北类型”分化为几个亚型,彼此之间出现了一些形态上的差异^[37]。另外,该区地理环境较为复杂,自然环境差异较大,自然选择对于人群颅面部形态的影响亦可能存在一些差异。

总之,中国北方地区幅员辽阔,文化和人群交流复杂,人群之间的基因交流很可能受到了地理因素的限制,不同地理单元内的人群间基因交流程度也存在一些差别。位于北方边缘地带的朱开沟组人群和上孙家寨卡约组人群可能更多地受到了来自区域外其他人群的基因影响。

致谢 感谢审稿人提出的宝贵意见。本文研究的构思设计受中国科学院古脊椎动物与古人类研究所张银运研究员指导,对数量遗传学分析方法和理解得到了复旦大学生命科学院现代人类学教育部重点实验室谭婧泽老师的多次帮助,谨致谢意。

参考文献

- Howells W W. Cranial Variation in Man: A Study by Multivariate Analysis of Patterns of Difference Among Recent Human Populations. Cambridge: Harvard University, 1973
- Howells W W. Skull Shapes and the Map: Craniometric Analyses in the Dispersion of Modern Homo. Cambridge: Harvard University, 1989
- Relethford J H. Race and global patterns of phenotypic variation. *Am J Phys Anthropol*, 2009, 139: 16–22
- Relethford J H. Boas and beyond: Migration and craniometric variation. *Am J Hum Biol*, 2004, 16: 373–386
- Roseman C C, Weaver T D. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 12824–12829
- González-José R, Van der Molen S, Gonzalez-José E. Patterns of phenotypic covariation and correlation in modern humans as viewed from morphological integration. *Am J Phys Anthropol*, 2004, 123: 69–77
- Relethford J H. Craniometric variation among modern human populations. *Am J Phys Anthropol*, 1994, 95: 53–62
- Noback M L, Harvati K, Spoor F. Climate related variation of the human nasal cavity. *Am J Phys Anthropol*, 2011, 145: 599–614
- Von Cramon-Taubadel N. Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *Am J Phys Anthropol*, 2009, 140: 205–215
- Relethford J H. Bioassay of kinship from continuous traits. *Hum Biol*, 1980, 52: 689–700
- Relethford J H. Effects of English admixture and geographic distance on anthropometric variation and genetic structure in 19th-century Ireland. *Am J Phys Anthropol*, 1988, 76: 111–124
- Williams-Blangero S, Blangero J. Anthropometric variation and the genetic structure of the Jirels of Nepal. *Hum Biol*, 1989, 61: 1–12
- Harpending H C, Ward R H. Chemical systematics and human evolution. In: Nitecki M, ed. *Biochemical Aspects of Evolutionary Biology*. Chicago: University of Chicago Press, 1982. 213–256
- Relethford J H, Blangero J. Detection of differential gene flow from patterns of quantitative variation. *Hum Biol*, 1990, 62: 5–25
- Harpending H, Jenkins T. Genetic distance among Southern African populations. In: Crawford M H, Workman P L, eds. *Methods and Theories of Anthropological Genetics*. Albuquerque: University of Mexico Press, 1973. 177–199
- von Cramon-Taubadel N. Evolutionary insights into global patterns of human cranial diversity: Population history, climatic and dietary effects. *J Anthropol Sci*, 2014, 92: 43–77
- Schmidt R W, Seguchi N. Craniofacial variation of the Xiongnu Iron Age nomads of Mongolia reveals their possible origins and population history. *Quat Int*, 2016, 405: 110–121
- Varela H H, Cocilovo J A. Genetic drift and gene flow in a prehistoric population of the Azapa Valley and Coast, Chile. *Am J Phys Anthropol*, 2002, 118: 259–267

- 19 Scherer A K. Population structure of the classic period Maya. *Am J Phys Anthropol*, 2007, 132: 367–380
- 20 Harvati K. The Neanderthal taxonomic position: Models of intra- and inter- specific craniofacial variation. *J Hum Evol*, 2003, 44: 107–132
- 21 Relethford J H. Apportionment of global human genetic diversity based on craniometrics and skin color. *Am J Phys Anthropol*, 2002, 118: 393–398
- 22 Relethford J H. Global patterns of isolation by distance based on genetic and morphological data. *Hum Biol*, 2004, 76: 499–513
- 23 Relethford J H, Harpending H C. Craniometric variation, genetic theory, and modern human origins. *Am J Phys Anthropol*, 1994, 95: 249–270
- 24 Relethford J H, Lees F C. The use of quantitative traits in the study of human population structure. *Am J Phys Anthropol*, 1982, 25: 113–132
- 25 Dong Z B. Anyang Xiaotun exavation report in the Republic of China seventeen years in October (in Chinese). In: National Institute of History and Philology. Anyang Xiaotun Exavation Report. Shanghai: South Bookstore Limited, 1933. 3–36 [董作宾. 中华民国十七年十月试掘安阳小屯报告书. 见: 台湾研究院历史语言研究所, 编. 安阳发掘报告. 上海: 南天书局有限公司, 1933. 3–36]
- 26 Yang X M. A arrange and study of the human skulls from YinXu site, Anyang city, Henan Province (in Chinese). In: The Institute of Archaeology Chinese Academy of Social Sciences, the Institute of History Chinese Academy of Social Sciences, eds. Contribution to the Study on Human Skulls from the Shang Sites at Anyang. Beijing: Cultural Relics Press, 1984. 21–44 [杨希枚. 河南安阳殷墟墓葬中人体骨骼的整理和研究. 见: 中国社会科学院历史研究所, 中国社会科学院考古研究所, 编. 安阳殷墟头骨研究. 北京: 文物出版社, 1984. 21–44]
- 27 Han K X, Pan Q F. A study of the human skulls of the medium and small tombs from Yin Ruins, Anyang city, Henan Province (in Chinese). In: The Institute of Archaeology Chinese Academy of Social Sciences, the Institute of History Chinese Academy of Social Sciences, eds. Contribution to the Study on Human Skulls from the Shang Sites at Anyang. Beijing: Cultural Relics Press, 1984. 50–81 [韩康信, 潘其凤. 安阳殷墟中小墓人骨的研究. 见: 中国社会科学院历史研究所, 中国社会科学院考古研究所, 编. 安阳殷墟头骨研究. 北京: 文物出版社, 1984. 50–81]
- 28 Yuan H B. A research on the skeletons of the medium and small tombs from YinXu site, Anyang city, Henan Province (in Chinese). Doctor Dissertation. Changchun: Jilin University, 2010 [原海兵. 殷墟中小墓人骨的综合研究. 博士学位论文. 长春: 吉林大学, 2010]
- 29 The Institution of Archaeology Chinese Academy of Social Sciences. Archaeology Excavation and Researches in the Yin Ruins (in Chinese). Beijing: Science Press, 1994. 101–112 [中国社会科学院考古研究所. 殷墟的发现与研究. 北京: 科学出版社, 1994. 101–112]
- 30 The Institution of Archaeology Chinese Academy of Social Sciences. Chinese Archaeology—Xia Dynasty and Shang Dynasty (in Chinese). Beijing: China Social Sciences Press, 2003. 361 [中国社会科学院考古研究所. 中国考古学——夏商卷. 北京: 中国社会科学出版社, 2004. 361]
- 31 Turner II C G. Sinodonty and Sundadonty: A dental anthrological view of Mongolid microevolution, origin, and dispersal into the Pacific Basin, Siberia, and the Americas. In: Vasilievsky R S, ed. Late Pleistocene and Early Holocene Cultural Connections of Asia and America. Novosibirsk: USSR Academy of Sciences, Siberian Branch, 1983. 72–76
- 32 Howells W W. Origins of the Chinese people: Interpretations of the recent evidence. In: Keightley D K, ed. Origins of Chinese Civilization. Oakland: University of California Press, 1983
- 33 Han K X, Zheng X Y. The multivariate analysis of human skulls of Jisikeng from Yin Ruins (in Chinese). *Archaeology*, 1992, (10): 942–949 [韩康信, 郑晓瑛. 殷墟祭祀坑人骨种系多变量分析. *考古*, 1992, (10): 942–949]
- 34 Zhu H. The ancient race of northeast China (in Chinese). *Cult Relics Quart*, 1998, 1: 54–64 [朱泓. 中国东北地区的古代种族. *文物季刊*, 1998, 1: 54–64]
- 35 Han K X, Tan J Z, Zhang F, et al. The study of the skull from the Shangsunjia ancient cemetery, Datong, Qinhai Province (in Chinese). In: Han K X, Tan J Z, Zhang F, eds. The Racio-Anthropological Study on Ancient West-North Area, China. Shanghai: Fudan University Press, 2005. 191–293 [韩康信, 谭婧泽, 张帆. 甘肃玉门火烧沟古墓地人骨的研究. 见: 韩康信, 谭婧泽, 张帆, 编. 中国西北地区古代居民种族研究. 上海: 复旦大学出版社, 2005. 191–293]
- 36 Wang M H. The bioarchaeological research about the origin of Shang people (in Chinese). *Huaxia Archaeol*, 2015, (4): 51–59 [王明辉. 商族起源的人骨考古学探索. *华夏考古*, 2015, (4): 51–59]
- 37 Zhao D Y. The origin and formation of the Han population—A new perspective from physical anthropology (in Chinese). Doctor Dissertation. Changchun: Jilin University, 2016. 95–103 [赵东月. 汉民族的起源与形成——体质人类学的新视角. 博士学位论文. 长春: 吉林大学, 2016. 95–103]
- 38 Han J Q. The study on northern cultural factors in the Central Plain's culture in period of Xia Dynasty, Yin Dynasty and the Western Zhou Dynasty (in Chinese). Doctor Dissertation. Changchun: Jilin University, 2009. 67–157 [韩金秋. 夏商西周时期中原文化中的北方文化因素研究. 博士学位论文. 长春: 吉林大学, 2009. 67–157]
- 39 Tian G J, Guo S X. Origin of the Ordos Bronzes (in Chinese). *Acta Archaeol Sin*, 1988, (3): 257–275 [田广金, 郭素新. 鄂尔多斯式青铜器的渊源. *考古学报*, 1988, (3): 257–275]

- 40 Wang H. The pedigree and pattern of Neolithic-Bronze Age archeology culture in Gansu Province (in Chinese). In: Peking University Archaeology and Museology College, ed. A Collection of Studies on Archaeology. Beijing: Science Press, 2012. 210–243 [王辉. 甘肃地区新石器——青铜时代考古学文化的谱系与格局. 见: 北京大学考古文博学院, 编. 考古学研究. 北京: 科学出版社, 2012. 210–243]
- 41 Shui T. The relations between cultural, economical and environmental changes in the Bronze Age of Gansu and Qinghai (in Chinese). In: Shui T, ed. Bronze Age Archeology of Northwestern China. Beijing: Science Press, 2001. 148 [水涛. 论甘青地区青铜时代文化和经济形态转变与环境变化的关系. 见: 水涛, 编. 中国西北地区青铜时代考古论集. 北京: 科学出版社, 2001. 148]

补充材料

附录 1 研究材料及研究方法

表 S1 青铜时期标本组的 F_{ST} 值及标准误($h^2=0.55$)

表 S2 分区域后的 Relethford-Blangero 分析结果

表 S3 各标本组的遗传距离矩阵

本文以上补充材料见网络版 csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “殷墟青铜时代人群颅骨表型的数量遗传学分析”

The quantitative genetic analysis of craniometric phenotype of Yinxu population, Anyang

Letian He^{1,2*} & Wu Liu¹

¹ Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China;

² College of Earth Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

* Corresponding author, E-mail: heletian@ivpp.ac.cn

Yin Ruins was the capital of the last phase of the Shang Dynasty (3250–2996 BP), which was located in the northwest of Anyang city in Henan Province, China. It is one of largest archeological sites in China famous for containing some of the earliest Chinese writing inscribed on oracle bones. A large number of human skeletons excavated from this site have also played an important role for understanding population structure and population history of the Yin Ruins and northern China.

Previous researchers focused on the population structure of the Yin Ruins from the perspective of ethnology, and suggest that some skulls presented obvious differences in craniofacial morphology compared with the local population derived from the medium and small tombs (ZXM) and sacrifice pits (JSK). Yang stated that the JSK samples consisted of 5 different racial groups, such as Mongoloid, Caucasoid, Australoid and so forth. However, some scholars hold different views. This study analyzes the craniofacial shape variation of ZXM and JSK samples to explore their population history and population structure. A total of 212 adult skulls belonging to these 2 groups are analyzed in this article. The comparative data include 414 skulls from 9 sites in northern China whose absolute chronologies are close to that of Yin Ruins (4800–2000 BP). Multivariate exploratory (PCA) and evolutionary quantitative genetic method (R-matrix analysis) are used to study variance among populations, as well as population structure and population history. The result shows that: (1) Most of ZXM specimens have closer genetic distance with the late Neolithic population in local region, and there is a very frequent gene flow between the ZXM population and the residents of middle and lower reaches of the Yellow River. (2) The craniofacial morphological variation of JSK group is higher, and most of the JSK individuals have a closer genetic distance with the residents of middle and lower reaches of the Yellow River during the Xia and Shang Dynasty. In addition, this group also contained some individuals coming from the Inner Mongolia-Great Wall region, Ganqing region and regions outside this analysis. However, they do not have evidence of gene flow from Europe or Oceania. (3) In northern China, gene flow among populations is likely to be limited by geography during the Bronze Age, and there are also some differences in the level of gene flow among populations of different geographic units. Based on above results, the author suggest that the phenotypic variation among different populations is so large that the reliability of the “use of racial classification to explore the extent of outside gene flow” needs further confirmation.

Yin Ruins, Bronze Age, craniometric phenotype, quantitative genetic analysis, gene flow

doi: 10.1360/N972017-00742

研究材料及研究方法

1 研究材料

本文的研究材料为安阳殷墟出土的 212 例成年个体的颅骨标本, 个体的性别和年龄均采用前人的鉴定结果。对比标本分为两部分, 第一部分均使用人群颅骨测量项目的平均值数据(男性), 包括东亚北方组——包括陕西庙底沟、史前华北、现代华北人群^[1,2], 东亚南方组——包括河宕、昙石山人群^[3,4], 北亚组——包括彭堡、蒙古、布里亚特、埃文克人群^[5,6]和东北亚组——包括爱斯基摩、楚克奇滨海、楚克奇驯鹿人群^[6]; 第二部分则为个体数据, 虽受到骨骼标本分布的空间、时间不均及部分文章未公布个体测量数据等限制, 仍尽可能选取了包括山西、陕西、内蒙古等地与殷墟时代相近或稍早遗址出土的共 411 例成年个体颅骨标本。(见图 1)

综合考虑考古学文化属性和地理位置, 将所有的 623 例个体(包括殷墟组标本)分为 11 个分类单元(见表 1)。每个分类单元的标本基本来源于单一遗址及墓地(如大甸子组), 或至少地理位置相近且属同一考古学文化(如马家窑组), 每一分类单元至少包括 10 例个体^[7]。在分类单元中不考虑前人对单一地点出土人骨的种系分组。



图 1 本文使用个体标本的时空分布图

Fig.1 The spatio-temporal distribution of specimens in this article

- 1. 殷墟中小墓组; 2. 殷墟西北岗祭祀坑组; 3. 大甸子组; 4. 游邀组; 5. 朱开沟组; 6. 寨峁组; 7a. 柳湾墓地; 7b. 民和阳山墓地; 8. 磨沟墓地; 9a. 碾子坡遗址; 9b. 瓦窑沟遗址; 10. 上孙家寨卡约文化组; 11. 火烧沟组

表 1 本文使用的标本材料

Table 1 Specimens used in this study

地点	考古学文化	时代 (B.P.)	男 性	女 性	数据来源
殷墟中小墓②③			37	18	[8]
1 大司空村	商文化	3250-2996	5	5	[9]
刘家庄北地			11	9	

	殷墟西北岗 1			28	—	
	殷墟西北岗 2			19	—	
2	殷墟西北岗 3	—	3250-2996	2	—	[10]
	殷墟西北岗 4			34	—	
	殷墟西北岗 5			12	—	
	殷墟西北岗 6			32	—	
3	大甸子墓地	夏家店下层文化	3685-3413	43	49	[11]
4	游邀遗址	—	4250-3650	8	9	[12]
5	朱开沟遗址	朱开沟文化	3850-3250	19	15	[13]
6	神木寨岭遗址	寨岭文化	4800-4100	6	6	[14]
7	柳湾墓地	马厂类型	4500-3900	13	14	[15]
	阳山墓地	半山类型		7	3	[16]
8	磨沟墓地 ^{a)}	齐家文化	4200-3500	30	30	[17]
9	瓦窑沟遗址	先周文化	约 3150	6	7	[18]
	碾子坡遗址			18	8	[19]
10	上孙家寨墓地 ^{a)}	卡约文化	3640-2140	30	30	[20]
11	火烧沟墓地 ^{a)}	四坝文化	3900-3400	30	30	[21]

a)磨沟、上孙家寨和火烧沟墓地由于个体数较多，个体样本使用完全随机抽样的方法获得

2 研究方法

2.1 对殷墟出土人骨种系分组的验核

前人通过定性或半定量的方法对殷墟西北岗祭祀坑及中小型墓地出土的人骨进行了种系分组，但这些分组存在很大的主观性，且没有经过数理方法的验核。本文以个体为单位对西北岗祭祀坑及中小墓两组人群的男性个体分别进行了主成分分析，并绘制第一、第二主成份二维图。由于某些对比组的测量项目不全，主成份分析中选用了 11 个变量（见表 2，删除了额骨矢状弦、顶骨矢状弦和枕骨矢状弦），所有数据的前期处理与下文一致。

2.2 数量遗传分析

综合前人在进行数量遗传分析时所选用的测量项目^[7,22]，本研究共选取了颅骨的 14 项标准测量项目（见表 2）。由于标本保存情况不一，文中只包含保留有全部测量项目 70%（即 10 个测量项目）及以上的个体^[22]。除对西北岗祭祀坑组采用删除法去除缺失值外，其他组采用 Mice 包在 R 3.2.3 中使用回归方法进行缺失值插补^[7,22]。在使用原始测量数据进行人群结构及亲缘关系计算时，更多地是受到颅骨的尺寸而非形状因素的影响，为了控制尺寸因素从而最大化人群间的遗传关系，采用 Darroch 和 Mosimann 的方法对所有标本的原始测量数据进行了校正，即将每个变量除以该个体所有变量的几何平均值^[23,24]。

完成原始测量数据的标准化后，将所有形状变量使用协方差矩阵进行主成份分析，获取 PC 值，这样就得到了一系列新的、不存在相关关系的形状变量。除西北岗祭祀坑外，其他地点所选

用的标本都包括男性和女性样本，为了消除性别二型性的影响，对所得的 PC 值在男性和女性样本中分别计算了 Z 分数，然后再将每个分类单元的两性样本合并^[25]。

表 2 文中所用的颅面部测量项目

Table 2 Description and codes of craniometric variables employed

马丁号	测量项目	英文说明
1	颅骨最大长	Maximum cranial length(g-op)
8	颅骨最大宽	Maximum cranial breadth(eu-eu)
9	最小额宽	Minimum frontal breadth(ft-ft)
17	颅高	Basi-bregmaticheight(b-ba)
29	额骨矢状弦	Frontal chord(chord n-b)
30	顶骨矢状弦	Parietal chord(chord b-l)
31	枕骨矢状弦	Occipital chord(chord l-o)
40	面基底长	Prosthion to endobasion length(pr-enba)
45	面宽或颧点间宽	Bizygomatic breadth(zy-zy)
48	上面高	Upper facial height(n-sd)
51(R)	眶宽	Orbital breadth(mf-ek)
52(R)	眶高	Orbital height
54	鼻宽	Nasal breadth
55	鼻高	Nasal height(n-ns)

获得最终的个体数据后，使用 REMT5.0 软件^[26]来计算遗传关系矩阵，并依此获得遗传分化指数、人群内部预期的变异水平、观察到的变异水平、二者的残差值以及遗传距离矩阵。这一系列的计算过程虽不需要提供确切的人口数量，但需要提供一个相对有效群体大小。史前（或原史时期）的人群大小很难估计，前人通常假设所有被分析样本的群体数量相等，如区域内所有人群的有效群体大小都为 1，如此，所得的亲缘关系矩阵被认为是未被尺度化处理的^[27]；或依据考古学资料进行赋值，这种处理可得到尺度化的亲缘关系矩阵，从而消除遗传漂变的影响^[28,29]。由于缺少对相关遗址古人口数量的研究，本文只能粗略将所有新石器时代的人群的有效群体大小设为 1，青铜时代人群的有效群体大小设为 2。

另外，该方法还需提供颅骨形状的平均遗传率 (h^2)。前人的研究显示，颅骨表型特征具有中等的遗传率^[30,31]，本文在进行 Relethford-Blangor 分析时（包括遗传分化指数的计算、人群内

部预期变异、观察到的变异及二者的残差值), 将 h^2 设为 0.55; 在计算最小遗传距离时, 将 h^2 设为 1, 因为 $h^2=1$ 仅仅改变了生物变异的幅度, 而不会改变样本组间的实际距离。通过尺度化的亲缘关系矩阵获得人群间最小遗传距离后, 使用主坐标分析和分层聚类来进行可视化处理。以上所有过程均使用 Excel2013、R3.2.3、SPSS24 及 RMET5.0 软件完成。

参考文献:

- 1 Han K X, Pan Q F. A study of the human skeletal remains unearthed from the tombs of the Miaodigou II culture at Shanxian, Henan province (in Chinese). *Acta Archaeol Sin*, 1979, 2: 255-270 [韩康信, 潘其风. 陕庙底沟二期文化墓葬人骨的研究. *考古学报*, 1979, 2: 255-270]
- 2 Black D. A study of Kansu and Honan Neolithic skulls and specimens from later Kansu prehistoric sites in comparison with North China AND other recent crania. *Palaeontologia Sinica series D*, volume 1, Peking: Geological Survey of China, 1928
- 3 Han K X, Pan Q F. Late Neolithic human skeletons from Hedang site, Foshan, Guangdong (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 1982, 1(1):42-52 [韩康信, 潘其风. 广东佛山河宕新石器时代晚期墓葬人骨. *人类学学报*, 1982, 1(1): 42-52]
- 4 Han K X, Zhang Z B, Zeng F. The Neolithic human skeletons unearthed at T'an-Shi-Shan in Min-Hou county, Fujian province (in Chinese). *Acta Archaeol Sin*, 1976, 1:121-129 [韩康信, 张振标, 曾凡. 闽侯昙石山遗址人骨. *考古学报*, 1976, 1:121-129]
- 5 Han K X. On the racial character of human bones from the Pengpu Yujiashuang cemetery, Ningxia (in Chinese). *Acta Archaeol Sin*, 1995, 1:109-125 [韩康信. 宁夏彭堡于家庄墓地人骨种系特点之研究. *韩康信, 考古学报*, 1995, 1:109-125]
- 6 Han K X, Zheng X Y. The multivariate analysis of human skulls of Jisikeng from Yin Ruins (in Chinese). *Archaeology*, 1992(10): 942-949 [韩康信, 郑晓瑛. 殷墟祭祀坑人骨种系多变量分析. *古*, 1992(10):942-949]
- 7 Von Cramon-Taubadel N, Pinhasi R. Craniometric data support a mosaic model of demic and cultural Neolithic diffusion to outlying regions of Europe. *Proc Roy Soc B*, 2011, 278: 2874-2880
- 8 Han K X, Pan Q F. A study of the human skulls of the medium and small tombs from Yin Ruins, Anyang city, Henan province (in Chinese). In: *The Institute of Archaeology, CASS, The Institute of History, CASS. Contribution to the study on human skulls from the Shang sites at Anyang*. Beijing: Cultural Relics Press, 1984. 50-81 [韩康信, 潘其风. 安阳殷墟中小墓人骨的研究. *中国社会科学院历史研究所, 中国社会科学院考古研究所, 安阳殷墟头骨研究*. 北京: 文物出版社, 1984. 50-81]
- 9 Yuan H B. A research on the skeletons of the medium and small tombs from Yin Xu site, Anyang city, Henan Province (in Chinese). Changchun: Doctor Dissertation, Jilin University, 2010 [原海兵. 殷墟中小墓人骨的综合研究. 博士学位论文. 长春: 吉林大学, 2010]
- 10 Yang X M. A arrange and study of the human skulls from Yin Xu site, Anyang city, Henan province (in Chinese). In: *The Institute of Archaeology Chinese Academy of Social Sciences, The Institute of History Chinese Academy of Social Sciences. Contribution to the study on human skulls from the Shang sites at Anyang*. Beijing: Cultural Relics Press, 1984:50-81 [杨希枚. 河南安阳殷墟墓葬中人体骨骼的整理和研究. *中国社会科学院历史研究所, 中国社会科学院考古研究所, 安阳殷墟头骨研究*. 北京: 文物出版社, 1984:21-44]
- 11 Pan Q F. A research on the human skeleton of Dadianzi graveyard (in Chinese). In: *The Institution of Archaeology, CASS, Dadianzi—excavations on the residence and cemetery of the Xiajiadian Lower culture*. Beijing: Science Press, 1998. 224-332 [潘其风. 大甸子墓葬出土人骨的研究. *中国社会科学院考古研究所, 大甸子——夏家店下层文化遗址与墓地发掘报告*. 北京: 科学出版社, 1998.224-322]
- 12 Zhu H. The anthropological research of ancient population from Youyao site (in Chinese). In: *The Frontier Archeology Research Center of Jilin University, Shanxi provincial Institute of Archeology et al. Archeological research of Youyao site, Xinzhou*. Beijing: Science Press, 2000. 188-214 [朱泓. 游邀夏代居民的人类学特征. *吉林大学边疆考古研究中心, 山西省考古研究所等, 忻州游邀考古*. 北京: 科学出版社, 2000. 188- 214]
- 13 Pan Q F. A research on the human skeleton of Zhukaigou graveyard (in Chinese). In: *Institute of Cultural Relics and Archaeology, Inner Mongolia, Erdos Museum, Zhukaigou, excavation on the residence and cemetery of the early Bronze Age*. Beijing: Cultural Relic Press, 2000: 188-214 [潘其风. 朱开沟墓地人骨的研究. *内蒙古自*

- 治区文物考古研究所, 鄂尔多斯博物馆, 朱开沟: 青铜时代早期遗址发掘报告. 北京: 文物出版社, 2000: 340-399]
- 14 Fang Q. Studies on the ancient human skulls from Zhaimao site in Shenmu County, Shanxi Province (in Chinese). *Research of China's frontier Archaeology*, 2003:322-342[方启. 陕西神木县寨峁遗址古人骨研究. *边疆考古研究*, 2003:322-342]
 - 15 Pan Q F, Han K X. A research on the human skeleton of Liuwan graveyard (in Chinese). In: *Qinghai Institution of Archaeology, The Institute of Archaeology, CASS. Liuwan graveyard, Qinghai*. Beijing: Cultural Relics Press, 1984.261-303[潘其风, 韩康信. 柳湾墓地的人骨研究. 青海省文物管理处考古队, 中国社会科学院考古研究所编. *青海柳湾*, 北京: 文物出版社, 1984.261-303]
 - 16 Han K X. Human remains of MinheYangshan cemetery, Qinghai (in Chinese). In: *Qinghai Institution of Archaeology, MinheYangshan cemetery*. Beijing: Cultural Relics Press, 1990.160-173[韩康信. 青海民和阳山墓地人骨. 青海省文物考古研究所, 民和阳山. 北京: 文物出版社, 1990: 160-173]
 - 17 Zhao Y S. A research on the human skeleton of Mogou graveyard, Lintan county, Gansu province. Doctor Dissertation, Changchun: Jilin University, 2013[赵永生. 甘肃临潭磨沟墓地人骨研究. 博士学位论文, 长春: 吉林大学, 2013]
 - 18 Cheng L. Cranial features of Bronze Age human remains from Wayaogou, Shanxi Province (in Chinese). *Acta Anthropol Sin*, 2009,19(1):32-44[陈靓. 瓦窑沟青铜时代墓地颅骨的人类学特征. *人类学学报*, 2009, 19(1):32-44]
 - 19 Pan Q F. A research on the human skeleton of Nianzipo residence and cemetery (in Chinese). In: *The Institute of Archaeology, CASS. South Binzhou—Nianzipo*. Beijing: Beijing World Publishing Corporation, 2007.423-489[潘其风. 碾子坡遗址墓葬出土人骨的研究. 中国社会科学院考古研究所, 南邠州——碾子坡. 北京: 世界图书出版公司北京公司, 2007.423-489]
 - 20 Han K X, Tan J Z, Zhang F. The study of the human bones from the Huoshaogou cemetery, Yumen, Gansu (in Chinese). In: Han KX, Tan JZ, Zhang F. *The racio-anthropological study on ancient west-north area, China*. Shanghai: Fudan University Press, 2013.1-190[韩康信, 谭婧泽, 张帆. 青海大通上孙家寨古墓地人骨的研究. 韩康信, 谭婧泽, 张帆. *中国西北地区古代居民种族研究*. 上海: 复旦大学出版社, 2005.1-190]
 - 21 Han K X, Tan J Z, Zhang F. The study of the skull from the Shang Sunjia ancient cemetery, Datong, Qinhai (in Chinese). In: Han KX, Tan JZ, Zhang F. *The racio-anthropological study on ancient west-north area, China*. Shanghai: Fudan University Press, 2013.191-293[韩康信, 谭婧泽, 张帆. 甘肃玉门火烧沟古墓地人骨的研究. 韩康信, 谭婧泽, 张帆. *中国西北地区古代居民种族研究*. 上海: 复旦大学出版社, 2005.191-293]
 - 22 Pinhasi R., von Cramon-Taubadel N. Craniometric data supports demic diffusion model for the spread of agriculture into Europe. *PLoS ONE*, 2009, 4:1-8
 - 23 Falsetti A B, Jungers W L, Cole T M. Morphometrics of the Callitrichid forelimb: a case study in size and shape. *Int J Primatol*, 1993, 14: 551-572
 - 24 Jungers W L, Falsetti A B, Wall C E. Shape, relative size and size adjustments in morphometrics. *Yrbk Phys Anthropol*, 1995, 38: 137-161
 - 25 Roseman C C, Weaver T D. Multivariate apportionment of global human craniometric diversity. *Am J Phys Anthropol*, 2004, 125: 257-263
 - 26 Relethford J H. *Rmet for Windows*. Version 3.0. Oneonta, NY: SUNY College at Oneonta. 1998
 - 27 Gonza ´lez-Jose ´ R., Dahinten S L, Luis M A, et al. Craniometric variation and the settlement of the Americans: Testing Hypotheses by means of R-matrix and matrix correlation analyses. *Am J Phys Anthropol*, 2001,116:154-165
 - 28 Relethford J H. Genetic drift can obscure population history: problem and solution. *Hum Bio*, 1996, 68(1): 29-45
 - 29 Delgado M. Holocene population history of the Sabana de Bogot_a region, Northern South America: An assessment of the craniofacial shape variation. *Am J Phys Anthropol*, 2016: 1-20
 - 30 Carson E A, Maximum likelihood estimation of human craniometric heritabilities. *Am J Phys Anthropol*, 2006, 131:169-180
 - 31 Powell J F, Neves W A. Craniofacial morphology of the first Americans: pattern and process in the peopling of the New World. *Yrbk Phys Anthropol*, 1999, 42:153-188

表 S1 青铜时期标本组的 F_{ST} 值及标准误 ($h^2=0.55$)^{a)}

Table 1 F_{ST} and SE values for the Bronze Age population

分组	遗址数量	unbias F_{ST}	SE
黄河中下游地区 1	3	0.01835	0.004375
黄河中下游地区 2	2	0.018014	0.005800
内蒙古长城地带	2	0.015069	0.005788
甘青地区	3	0.025212	0.004902
青铜时代组 1	8	0.049004	0.004002
青铜时代组 2	7	0.049445	0.004430

a) 黄河中下游 2 及青铜时代组 2 删去了西北岗祭祀坑组

表 S2 分区域后的 Relethford-Blangero 分析结果

Table S2 Results of the Relethford-Blangero analysis when each zone is considered separately

分组	r_{ii}	Observed variation	Expected variation	Residual
黄河中下游 1				
殷墟中小墓	0.017487	0.911	0.976	-0.065
先周	0.021051	0.972	0.973	-0.001
西北岗祭祀坑	0.01651	1.043	0.977	0.066
黄河中下游 2				
殷墟中小墓	0.021483	0.972	0.993	-0.021
先周	0.014545	1.022	1.000	0.021
内蒙古长城地带				
大甸子	0.0197	0.977	0.998	-0.021
朱开沟	0.01043	1.028	1.007	0.021
甘青地区				
磨沟	0.03169	0.914	0.973	-0.059
上孙家寨卡约	0.03431	0.981	0.97	0.012
火烧沟	0.00963	1.042	0.995	0.047

表 S3 各标本组的遗传距离矩阵 (D^2)

Table S3 Squared distances between group

	殷墟中小 墓组	大甸子 组	游邀 组	朱开沟 组	寨茆 组	马家窑 组	磨沟 组	先周 组	上孙家 寨组	火烧沟 组
大甸子 组	0.0454	0.0000								
游邀组	0.0069	0.0285	0.000 0							
朱开沟 组	0.0617	0.0384	0.035 7	0.0000						
寨茆组	0.0420	0.0566	0.024 8	0.0738	0.000 0					
马家窑 组	0.0391	0.1136	0.074 0	0.1502	0.102 9	0.0000				
磨沟齐 家组	0.0253	0.0909	0.032 5	0.0666	0.058 3	0.0433	0.000 0			
先周组	0.0253	0.0494	0.032 7	0.0845	0.031 0	0.0837	0.029 6	0.000 0		
上孙家 寨组	0.0860	0.1734	0.109 9	0.1888	0.132 2	0.0784	0.056 1	0.100 1	0.0000	
火烧沟 组	0.0083	0.0817	0.043 8	0.1134	0.051 6	0.0160	0.017 6	0.036 0	0.0346	0.0000
祭祀坑 组	0.0264	0.0644	0.056 8	0.1516	0.034 8	0.0701	0.078 9	0.030 0	0.0927	0.0236